干旱胁迫下AMF对多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺根系生长和氮素吸收分配的影响

桑 钰， 高文礼， 再努尔·吐尔逊， 范 雪， 马晓东

（新疆特殊环境物种保护与调控生物学自治区重点实验室，干旱区植物逆境生物学实验室，新疆师范大学生命科学学院，新疆 乌鲁木齐 830054）

摘 要： 丛枝菌根真菌（Arbuscular Mycorrhizal Fungi，AMF）对植物抗旱、养分吸收等有重要作用，但在特定环境胁迫下不同生活型植物对AMF的响应存在差异。本文以塔里木河下游荒漠河岸林的优势灌木多枝柽柳（*Tamarix ramosissima*）和常见半灌木疏叶骆驼刺（*Alhagi sparsifolia*）为研究对象，分析了干旱胁迫处理下（对照组土壤相对含水量为70%±5%、实验组土壤相对含水量为20%±5%）接种AMF（对照组不接菌M^-、实验组接菌M^+）对多枝柽柳与疏叶骆驼刺混合种植（对照组单一种植）根系生长状况和氮素吸收分配的影响。结果表明：(1) 植物遭受干旱胁迫时，多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺菌根侵染率均降低了，混合种植显著增加了多枝柽柳幼苗的菌根侵染率（$P<0.05$）；(2) 干旱胁迫下，混合种植M^+处理显著增加了多枝柽柳幼苗的地上、地下生物量；(3) 干旱胁迫下，AMF使不同种植模式下两种植物的细根根长和细根表面积均显著增加，使疏叶骆驼刺的比根长显著减小，且混合种植M^+处理显著减小了多枝柽柳幼苗的细根比根长；(4) 相比单一种植，干旱胁迫下AMF显著增加了混合种植多枝柽柳幼苗的氮摄取量和地上部分氮分配比率。因此，AMF对于干旱胁迫下与疏叶骆驼刺混生的多枝柽柳幼苗的生长和氮素吸收具有明显的补偿作用，能够帮助塔里木河下游多枝柽柳幼苗较好地度过生长脆弱期。

关键词： 丛枝菌根真菌；干旱胁迫；多枝柽柳；疏叶骆驼刺；氮素

生活于同一生境中的植物在不同物种间存在着复杂的相互作用，但自然生态系统中植物种间相互作用则多表现为争夺空间和资源而直接或间接抑制彼此生长的竞争现象[1]。植物在干旱胁迫条件下，生长会受到抑制，而土壤中的微生物与植物的微生态系统可以通过共生关系提高其自身对土壤中水分和养分的吸收利用能力。丛枝菌根真菌（Arbuscular Mycorrhizal Fungi，AMF）作为迄今发现的与植物关系最为密切的土壤微生物之一，在自然界中能够与三分之二的陆生植物形成互惠共生结构[2-3]。AMF形成菌丝与宿主植物形成菌根结构，根系外菌丝延伸通过侵入点再度侵染其他植物根系后在不同植物间形成地下菌根网络[4-5]，把土壤中的水分和营养物质分配给不同的个体，促进植物个体在干旱逆境中的生长。

塔里木河下游区域属极端干旱地区，分布着许多不同生活型植物种。土壤水分和氮素一直都是该区域植物种子萌发和幼苗生长及存活的关键生态因子[6]。有研究表明干旱胁迫下丛枝菌根真菌对于扩大植物根系面积和促进土壤中水分的吸收具有明显的作用[7]，Ali等[8]在对菜豆（*Phaseolus vulgaris*）的研究中发现丛枝菌根真菌与植物根系共生能增强植物对干旱胁迫的反应。Renee等[9]对多年生草本植物黄背草（*Themeda triandra*）进行长期干旱胁迫的试验后，发现接种AMF的植物相比未接种的植物生长恢复程度大得多。早在1996年Ruiz-Lozano等学者[10]发现AMF能够提高主要的氮同化酶的活性，进而提高植物对氮的吸收能力。氮缺乏地区的植物对氮素可能产生一定的竞争效应，而AMF能够直接或间接的影响种间植物对氮的吸收，Suri等[11]

收稿日期： 2020-05-11； **修订日期：** 2020-07-24

基金项目： 新疆自然科学基金（2020D01A74）和国家自然科学基金（42067067）资助

作者简介： 桑钰（1995-），女，硕士研究生，主要从事植物生态研究. E-mail: 1013200771@qq.com

通讯作者： 马晓东. E-mail: mxd1107@126.com

通过田间试验发现AMF在提高植物水分利用效率、提高水分胁迫下的抗旱性方面显示出巨大的潜力，并在水分胁迫下增加了植物的养分利用率。当多种植物混作时，AMF对不同植物的养分吸收可能会表现出不同的倾向，或促进或是竞争，在小麦和玉米间作的研究中，Ingraffia等提出AMF有效提高了混作中蚕豆的固氮量[12]，Wahbi等的研究结果却显示菌根共生促进了混作中蚕豆生物固氮向小麦的转移[13]，可见AMF对不同环境下混作植物的养分分配影响不同。由此可见，AMF对植物的水分和养分资源分配作用十分重要，在塔里木河下游这样的极端干旱地区想要维持物种多样性及其群落的稳定性，就非常有必要探究AMF在不同物种个体之间是如何实现地下氮资源分配。

多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)是柽柳科(Tamaricaceae)，柽柳属(*Tamarix*)植物，在干旱区荒漠生态系统中有着较好的抗旱性，且具有较广泛的生态适应性，其作为塔里木河下游退化荒漠河岸林的建群种之一[14]，与多种草本植物共同维系着荒漠河岸系统的稳定。疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)是豆科(Leguminosae)，骆驼刺属(*Alhagi*)植物，作为塔里木河下游典型的多年生半灌木植物，具有良好的固沙作用，常与多枝柽柳种群相伴而生，二者之间共同保护着该荒漠区的生态环境。有研究表明丛枝菌根真菌与荒漠河岸林建群种关联性显著[15]，并发现塔里木河下游自然和人工植物群落中有84.62%的植物均为菌根植物[16]。杨玉海等[17]对极端干旱区塔里木河下游荒漠河岸林胡杨(*Populus euphratica*)根系中的丛枝菌根真菌进行了分离鉴定后，发现根际土壤中丛枝菌根真菌孢子种类为摩西球囊霉(*Glomous mosseae*)；豆科植物与AMF的侵染率高于乔木和灌木，且丛枝菌根真菌的优势种在豆科植物根际土壤周围均有分布[18]。王幼珊等[19]也从骆驼刺根际周围分离得到了多种丛枝菌根真菌，其中摩西球囊霉是优势种，想要多枝柽柳发挥核心作用促进其他草本植物的生长，就要保证多枝柽柳从种子萌发到幼苗发育阶段能够抵抗干旱的胁迫，并克服该地区土壤营养元素，尤其是氮素缺乏的限制因素，因为这一形态建成阶段幼苗十分脆弱[20]。国内外学者在对干旱内陆河的相关研究中提到：洪水期和多枝柽柳的落种期之间的配合会极大地促进多枝柽柳幼苗发生和种群的建成[20-21]，说明水分的多少和多枝柽柳的实生苗萌发有一定关联。那么倘若结合水分条件，当植物根系接种AMF后，其发育、存活的机会将大大增加，是否就有助于幼苗的建植？再通过菌丝网络使其与周围植株连接起来，有助于维持该地区的植物多样性？当前在针对塔里木河下游植被AMF的相互作用的研究主要集中在植物根际菌种的分离鉴定以及AMF的分类上，且都是针对单一物种，而自然环境下的多枝柽柳周围分布着许多疏叶骆驼刺，不同植物之间怎样通过AMF促进植物个体生长还缺乏相关研究。因此，本研究将探讨干旱胁迫下AMF对多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺混合生长下的根系形态和氮素吸收分配的影响，对比分析AMF对生长脆弱期多枝柽柳幼苗的生态作用，从而为塔里木河下游荒漠河岸林的植被恢复和维持物种多样性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验装置

本研究采用了H形盆栽装置[22]，将长48 cm、宽17 cm、高25 cm的花盆分别用20 μm和0.45 μm的尼龙网分为三个间隔室，用螺丝钉把尼龙网固定在花盆侧壁上，其中20 μm尼龙网允许菌丝通过，阻止植物根系通过，0.45 μm尼龙网只允许土壤中的离子通过，阻止菌丝和植物根系通过(图1)。并且在20 μm尼龙网一侧的供体室中接种AMF，供体室内的AMF菌丝体能够进入20 μm尼龙网处理的受体室，并侵染受体室植物根系，在微生态系统装置内不同植物个体间形成菌丝网络(Arbuscular Mycorrhizal Networks，AMN)，以此探究菌丝网络在两种植物之间的生长作用。

1.2 试验材料与处理

供试植物为塔里木河下游的多枝柽柳和疏叶

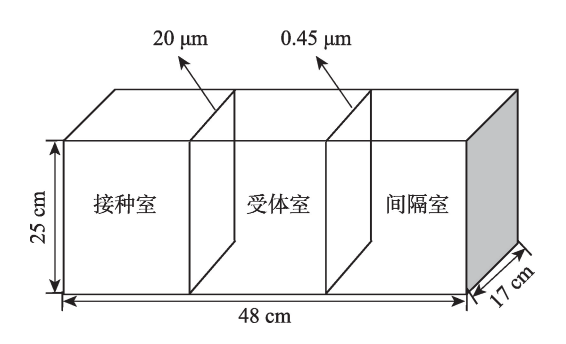


图1 实验装置示意图

Fig. 1 Diagram of experimental installation

骆驼刺,挑选饱满、大小均匀的多枝柽柳和疏叶骆驼刺种子进行实验,于48 cm×17 cm×25 cm的塑料盆中播种用于室外萌发,试验地位于新疆师范大学温室培养试验基地。供试沙土过2 mm筛去除杂质,试验基质在110 °C,0.14 MPa下连续湿热灭菌1 h备用,供试菌种采用幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)和摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)比例为1:1的混合菌种,供试菌种从新疆农业科学院微生物应用研究所获取,菌剂孢子密度为每毫升25个。

每盆称取10 kg土壤,在受体室分别种植多枝柽柳、疏叶骆驼刺,按照控制实验要求,对供体室幼苗根部距离土壤表层10 cm处均匀地进行丛枝菌根真菌接种和干旱胁迫的因素设定实验,每盆400 g菌剂。待株高约为5 cm时进行齐苗和间苗,每个分室留下2株健康生长、长势一致的幼苗。设置土壤水分(土壤相对含水量70%±5%、20%±5%)、接菌处理(接菌、不接菌)、种植方式(单独种植、混合种植)三个因素两个水平进行交互处理试验(表1),每个处理重复3盆。使用WET-2便携式水分快速测定仪测定土壤水分,并用称重补水法控制土壤相对水分含量,水分胁迫30 d,期间保证幼苗正常生长,每盆以中心圆环位点对称等距选取10个点位,在土壤中均匀注射^{15}N标记的硝酸铵10 mL,48 h后收获植株进行指标检测。

表1　干旱胁迫下接菌处理植物单一混合种植因素设计

Tab. 1　Different factor of design table combination test table under drought stress

因素水平	土壤水分	接菌处理	种植方式
对照组CK	70%±5%	M^-	TR,AS,TR+AS
实验组S	20%±5%	M^+	TR,AS,TR+AS

注:表中M^-代表不接菌组,M^+代表接菌组;TR、AS、TR+AS分别表示单一多枝柽柳、单一疏叶骆驼刺、二者混合种植。

1.3　指标测定与方法

指标测定采用直接测量法,用卷尺对多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺的株高、基径、冠幅进行测量,将植株地上部分和根系分别收获,同时测定植株地下、地上部分干重;实验结束时测定植株生物量及根冠比。植株根系形态指标使用扫描仪(Epson V 700,Japan)将不同植物根系分级后扫描成电子图像,应用Win-Rhizo软件分析。幼苗根系内菌根侵染状况采用台盼蓝染色法制成封片于显微镜下观测。剩余根系样品和植株地上部分剪成细碎小块放于研钵中,置于80 °C烘箱中烘48 h至恒重后称取植物干重,将烘干的样品研磨粉碎后,称取不少于0.5 g样品,装进离心管中,用封口膜密封,用于测定总氮含量和氮分配比率,样品测定由中国科学院植物研究所同位素分析测试中心完成。然后对基础数据进行分析计算,计算公式如下:

$$\text{Ndff}=\left[\text{样品中}^{15}\text{N的丰度\%}-\text{自然丰度}\right]/\left[\text{肥料中}^{15}\text{N丰度}-\text{自然丰度}\right]\times 100 \tag{1}$$

式中:Ndff表示植物从肥料中吸收分配到的^{15}N含量对植物全氮含量的贡献率;试验使用的同位素^{15}N标记的硝酸铵自然丰度为0.365%。

$$\text{总氮量}=\text{干物质质量}\times\text{全氮百分含量} \tag{2}$$

$$\text{氮分配比率}=\text{植物地上、地下部分从}^{15}\text{N吸收的氮量}/^{15}\text{N吸收的总氮量}\times 100 \tag{3}$$

1.4　数据分析

所有试验数据用Excel进行均值和标准误计算并作图,使用SPSS 19.0对数据进行多因素方差分析以及LDS多重比较分析,分析每种处理下的植物观测指标之间的差异显著性(α=0.05)。

2　结果分析

2.1　干旱胁迫下AMF对植株菌根侵染率的影响

不同水分处理下AMF对多枝柽柳和疏叶骆驼刺菌根侵染率的影响不同(表2)。对照组M^-疏叶骆驼刺根部发现有少数的丛枝和泡囊结构,可能为豆科根瘤菌共生现象;多枝柽柳在M^-处理下未发现菌根真菌侵染,也未发现菌丝体片段或者丛枝和泡囊结构的存在。干旱胁迫下,单一种植的两种植物AMF侵染率均显著减小(P<0.05),且多枝柽柳较为明显;干旱胁迫使混合种植时两种植物的菌根侵染

表2　不同水分处理下多枝柽柳和疏叶骆驼刺接种AMF的菌根侵染率

Tab. 2　Mycorrhizal infection rates of *Tamarix ramosissima* and *Alhagi sparsifolia* inoculated with AMF under different water treatments

种植模式		对照组CK/%	试验组S/%
单一	多枝柽柳	86.4±0.4Aa	33.4±0.6Cb
	疏叶骆驼刺	85.7±0.9Aa	65.2±1.3Bb
混合	多枝柽柳	82.7±1.7Aa	48.6±0.6Bb
	疏叶骆驼刺	83.4±1.3Aa	25.3±0.9Cc

注:不同小写字母表示菌根侵染率差异显著(P<0.05);不同大写字母表示不同植物菌根侵染率差异显著。下同。

率也显著减小,但多枝柽柳菌根侵染率却显著高于疏叶骆驼刺。

2.2 干旱胁迫下AMF对植株生物量和根冠比的影响

干旱胁迫显著降低多枝柽柳和疏叶骆驼刺地上部分、地下部分干重(表3),但接种AMF对多枝柽柳和疏叶骆驼刺生长具有促进作用。单一种植模式时,干旱胁迫M^+处理显著增加了疏叶骆驼刺地上、地下部分生物量($P<0.05$)。混合种植时,干旱胁迫下M^+处理对两种植物地上、地下生物量均有促进作用,并且显著增加了多枝柽柳地上和地下部分生物量,分别增加了47.5%和21.0%。

AMF对两种植物的根冠比有影响(图2)。干旱胁迫下,M^+处理下多枝柽柳幼苗的根冠比呈逐渐增加的趋势,疏叶骆驼刺的根冠比呈先升高后降低的趋势。单一种植时(图2a~图2b,M^+处理对疏叶骆驼刺影响较大,干旱胁迫下,M^+处理显著增加了两种植物幼苗的根冠比;混合种植时(图2c),干旱胁迫下M^+处理能显著增加多枝柽柳幼苗根冠比。

2.3 干旱胁迫下AMF对植株根系形态的影响

AMF对植株根系形态的影响最为直接(表4~表6)。干旱胁迫下,两种植物的根长、根表面积都呈下降趋势,AMF增加了植株的根长和根表面积(表4,表5),减小了比根长(表6),d表示不同直径的根系分级。干旱胁迫下,单一种植M^+处理显著增加了多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺的细根根长(0.5 mm<d<2 mm)($P<0.05$),对粗根根长(d>2 mm)促进效果不显著;且单一种植M^+处理显著增加了疏叶骆驼刺的细根表面积,对多枝柽柳无显著影响;混合种植时,M^+处理显著增加了多枝柽柳幼苗的粗根根长和细根表面积。

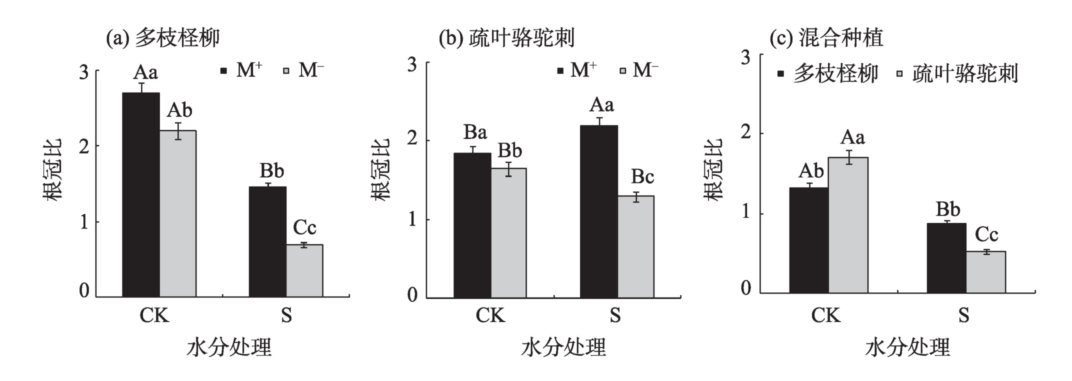
干旱胁迫下,单一、混合种植M^+处理均显著减小了疏叶骆驼刺的粗根比根长,而对多枝柽柳幼苗,混合种植时显著减小了其细根比根长,说明AMF侵染根系可能代替了一部分根系吸收功能。

表3 不同水分处理下多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺地上和地下部分干重

Tab. 3 Dry weight of above-ground and underground parts of *Tamarix ramosissima* and *Alhagi sparsifolia* seedlings under different water treatments

种植模式		接菌	对照组CK		试验组S	
			地上/g	地下/g	地上/g	地下/g
单一种植	多枝柽柳	M^+	0.97±1.4Ba	1.17±0.7Ca	1.11±0.7Bab	0.77±0.2Cc
		M^-	0.88±0.2Bb	0.96±0.3Ca	0.93±0.2Ba	0.62±0.7Cc
	疏叶骆驼刺	M^+	2.30±0.7Ab	7.11±1.6Aa	2.57±1.4Ab	1.82±0.5Ac
		M^-	1.83±0.6Ac	5.41±1.8Ba	0.45±0.1Cd	0.79±0.4Cd
混合种植	多枝柽柳	M^+	0.88±0.3Bb	0.96±0.7Ca	0.62±0.2Cc	0.61±0.4Cc
		M^-	0.72±0.2Bbc	0.87±0.5Cb	0.49±0.1Dd	0.32±0.2Dd
	疏叶骆驼刺	M^+	1.88±0.6Ac	5.54±1.7Ba	1.13±0.7Bc	0.87±0.4Bd
		M^-	1.69±0.7Ab	4.67±1.4Ba	0.92±0.2Bcd	0.76±0.2Bd

注:不同小写字母表示同一植物各部分干重差异显著($P<0.05$);不同大写字母表示不同植物各部分干重差异显著。



注:不同小写字母表示同一植物根冠比差异显著($P<0.05$);不同大写字母表示不同植物根冠比差异显著。

图2 不同水分处理下AMF对多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺根冠比的影响

Fig. 2 Effects of AMF on Root-shoot ratio of *Tamarix ramosissima* and *Alhagi sparsifolia* seedlings under different water treatments

表4　不同水分处理下AMF对多枝柽柳和疏叶骆驼刺根长的影响

Tab. 4　Effects of AMF on Root Length of *Tamarix ramosissima* and *Alhagi sparsifolia* seedlings under different water treatments

种植模式		水分处理	粗根长度(d>2 mm)		细根长度(0.5 mm<d<2 mm)	
			M^+	M^-	M^+	M^-
单一种植	多枝柽柳	CK	14.7±0.7Cab	13.1±0.5Cb	17.9±0.8Ba	15.7±0.5Ca
		S	6.3±0.5Dc	5.2±0.3Dc	12.9±0.8Bb	10.4±0.4Cb
	疏叶骆驼刺	CK	23.5±0.2Aa	20.7±0.4Aa	28.7±0.7Aa	22.5±0.5Ba
		S	17.3±0.7Bb	15.3±0.4Bb	24.7±0.8Aa	19.9±0.5Bb
混合种植	多枝柽柳	CK	13.9±0.1Cc	12.1±0.4Cc	19.7±0.7Bb	15.9±0.5Cc
		S	7.2±0.5Db	6.4±0.6Dc	15.7±0.4Cc	9.7±0.5Dc
	疏叶骆驼刺	CK	22.7±0.6Ab	19.7±0.7Bb	30.1±0.4Aa	19.3±0.7Bb
		S	18.2±0.5Bb	13.4±1.2Cc	25.7±0.2Ab	17.6±0.6Cc

表5　不同水分处理下AMF对多枝柽柳和疏叶骆驼刺根表面积的影响

Tab. 5　Effects of AMF on root surface Area of *Tamarix ramosissima* and *Alhagi sparsifolia* seedlings under different water treatments

种植模式		水分处理	粗根表面积(d>2 mm)		细根表面积(0.5 mm<d<2 mm)	
			M^+	M^-	M^+	M^-
单一种植	多枝柽柳	CK	147.3±0.7Ba	103.1±0.5Aa	315.24±7.4Ab	304.32±6.4Ab
		S	93.5±0.5Cb	75.2±0.3Dc	298.21±6.4Bc	287.14±7.6Cc
	疏叶骆驼刺	CK	205.3±0.2Aa	180.7±0.4Ab	323.13±6.Aab	310.57±7.1Ab
		S	173.8±0.7Bc	154.3±0.4Bc	287.56±6.2Ba	273.75±5.4Cb
混合种植	多枝柽柳	CK	109.9±0.1Bc	72.1±0.4Dc	321.13±5.6Aa	310.24±7.3Aab
		S	97.2±0.5Cb	66.4±0.6Dc	281.71±4.7Bb	277.81±6.3Bc
	疏叶骆驼刺	CK	112.7±0.6Cb	89.7±0.7Cb	313.45±6.9Aab	297.76±7.3Bab
		S	88.2±0.5Db	73.4±1.2Dc	253.14±4.1Cb	236.17±3.8Cb

表6 不同水分处理下AMF对多枝柽柳和疏叶骆驼刺比根长的影响

Tab. 6 Effects of AMF on SLR of *Tamarix ramosissima* and *Alhagi sparsifolia* seedlings under differentwater treatments

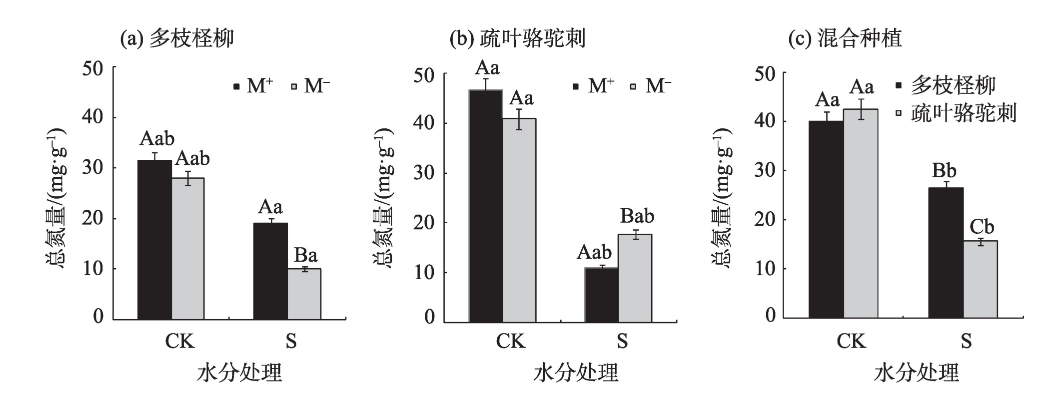
种植模式		水分处理	粗根比根长(d>2 mm)		细根比根长(0.5 mm<d<2 mm)	
			M^+	M^-	M^+	M^-
单一种植	多枝柽柳	CK	101.1±0.5Aa	144.3±0.7Aa	274.3±2.1Aa	297.3±1.1Aa
		S	65.2±0.3Dc	83.5±0.5Cb	231.1±0.9Bb	267.7±2.4Ab
	疏叶骆驼刺	CK	100.7±0.4Aa	125.3±0.2Aa	323.8±0.9Ab	376.9±1.8Aa
		S	74.3±0.4Ca	93.8±0.7Bb	287.4±1.5Ab	313.9±0.6Aa
混合种植	多枝柽柳	CK	92.1±0.4Bc	109.9±0.1Cc	286.3±0.7Aa	312.6±0.3Aa
		S	67.4±0.6Dc	87.2±0.5Cb	224.9±1.2Bb	277.3±0.7Ba
	疏叶骆驼刺	CK	79.7±0.7Bb	106.7±0.6Bb	309.7±0.3Ab	356.9±1.3Ab
		S	63.4±1.2Dc	87.2±0.5Cb	255.3±0.7Bb	278.8±1.5Ba

注:不同小写字母表示同一植物根系指标差异显著(P<0.05);不同大写字母表示不同植物根系指标差异显著。

2.4　干旱胁迫下AMF对植株氮摄取及其分配的影响

干旱胁迫下AMF对两种植物总氮摄取量有影响(图3)。干旱胁迫下,M^+处理增加了多枝柽柳幼苗的总氮含量,减少了疏叶骆驼刺的总氮含量(图3a~图3b)。而干旱胁迫下混合种植显著增加了多枝柽柳的总氮量(P<0.05)(图3c),说明混合种植接种AMF能够促进多枝柽柳幼苗对氮的摄取,调节幼苗体内养分供给不足的情况。

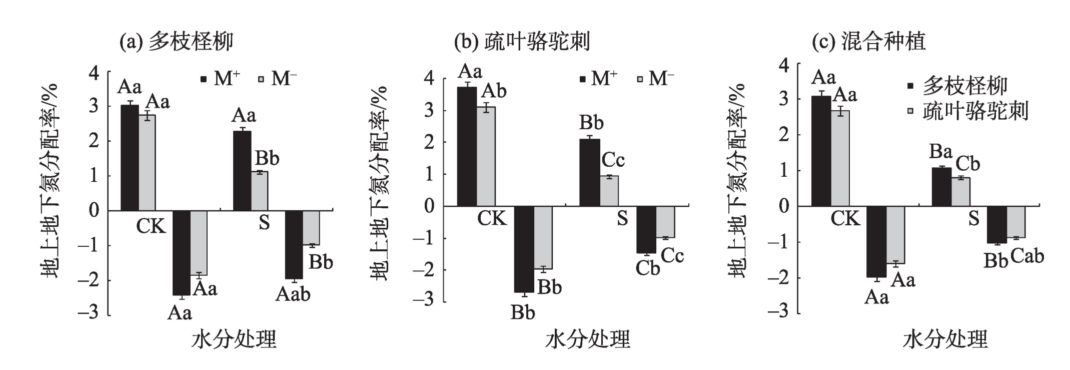
干旱胁迫下AMF对两种植物地上、地下氮分配率也有影响(图4)。干旱胁迫下多枝柽柳幼苗地



注:不同小写字母表示同一植物总氮含量差异显著(P<0.05);不同大写字母表示不同植物总氮含量差异显著。

图3 不同水分处理下AMF对多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺总氮摄取量的影响

Fig. 3 Total nitrogen uptake of *Tamarix ramosissima* and *Alhagi sparsifolia* seedlings treated with AMF under different water treatments



注:不同小写字母表示同一植物氮分配率差异显著(P<0.05);不同大写字母表示不同植物氮分配率差异显著。

图4 不同水分处理下AMF对多枝柽柳和疏叶骆驼刺地上、地下氮分配率的影响

Fig. 4 The nitrogen distribution rate of above ground and underground of *Tamarix ramosissima* and *Alhagi sparsifolia* seedlings treated with AMF under different water treatments

上、地下氮分配呈减少的趋势(图4a~图4b),但混合种植M⁺处理显著增加了多枝柽柳幼苗的地上部分氮分配(图4c),促使混合种植方式中的多枝柽柳幼苗吸收了更多的氮。

3 讨 论

菌根侵染率是植物根系与AMF相互作用的基础条件。而AMF与不同的宿主建立的共生关系对宿主生长特性的影响也不同[23]。王幼珊等[19]曾分离疏叶骆驼刺土壤周围的丛枝菌根真菌,其中摩西球囊为其优势种,本试验所用到的菌种是幼套球囊霉和摩西球囊霉的混合菌种,这可能是使得疏叶骆驼刺的侵染率比多枝柽柳更高的原因;而干旱胁迫下,混合种植多枝柽柳侵染率却显著高于疏叶骆驼刺,那么可能表示在土壤相对含水量20%的情况下AMF对多枝柽柳幼苗根系有着比疏叶骆驼刺根系更高的侵染倾向。同时,本研究发现干旱胁迫下接种AMF植株的总生物量要高于未接种的植物,这与Merrild[24]和Weremijewicz[25]在研究中得出的植物之间的菌丝网络可以增加植物的平均大小的结论是一致的。但Weremijewicz等[25]学者的研究中发现,菌丝网络能促进大型植物的生长抑制小型植物的生长,本研究中多枝柽柳幼苗和疏叶骆驼刺的生活型不同,AMF对两种植物在不同水分处理下地上、地下部分的生物量的影响也存在差异。干旱胁迫下,混合种植接种处理显著增加了多枝柽柳幼苗的地上、地下部分生物量,而单一种植接种处理显著增加了疏叶骆驼刺的地上、地下生物量,这表明单一种植时AMF可以增加疏叶骆驼刺在干旱胁迫下的持水能力,维持其在水分亏缺时的生长;但在混合生长的状态下,AMF还是优先促进了多枝柽柳幼苗的生长,可能是AMF与植物根系侵染后将水分和

养分更多地传递给多枝柽柳幼苗,这显然对其度过干旱胁迫下的幼苗脆弱期很有帮助。

本研究中,干旱胁迫下,混合种植时对多枝柽柳幼苗的粗根根长和细根表面积促进效果显著。这表明混合种植时,AMF更有利于多枝柽柳幼苗根的生长发育,使粗根在土壤中更加深入,使细根的吸收面积进一步加大,这有助于增强根系的吸收能力。在韩艳英等[26]对砂生槐根系的研究中表明根系的吸收功能主要是由直径小于2 mm的细根来完成;Veiga等[27]对拟南芥的研究中也表明接种菌根真菌会诱导菌根化植物根系变得更细小,使拟南芥根系更易从土壤中吸收水分和养分。本研究发现:AMF对不同级别根系的影响能够在一定程度上反映出菌根对植物水分摄取的间接作用,促进植物的生长和抗逆性能。通常研究认为,植物比根长较大,对养分和水分的吸收效率较高,而本文采取混合种植模式被侵染后的植物比根长反而减小了,可能是AMF侵染植物根部后菌丝代替了一部分植物根系的吸收功能。多枝柽柳在塔里木河下游是建群种,作为灌木与半灌木植物疏叶骆驼刺的生长速率存在差异,其幼苗根系的生长发育比疏叶骆驼刺慢,混合种植时AMF优先促进了多枝柽柳幼苗根系的发育,而对疏叶骆驼刺根系的促进效果不明显,表明菌丝网络在二者之间能够起到一定的平衡作用,在一定程度上维持了二者在干旱胁迫下的相对稳定。

利用^{15}N同位素追踪土壤中氮素的迁移,能够较为方便的比较AMF对两种植物氮素吸收分配的规律[24-31]。刘贝等[29]利用同位素对烟草(*Nicotiana tabacum*)根部接种AMF后发现,烟草的根、茎和叶中都检测到了^{15}N,而本文也在多枝柽柳和疏叶骆驼刺的根系中发现了^{15}N,且地上、地下部分的氮含量产生了差异。马坤等[32]对干旱胁迫下的木棉(*Bombax ceiba*)接种丛枝菌根真菌后发现根际土壤中的氮减少了,表明AMF确实可以通过菌丝供给植物养分。本研究显示,土壤相对含水量70%的正常水分条件下,AMF对二者作用的差异并不明显,可能是土壤中的水分充盈,氮素的移动速度比较快,植物根系能触及的土壤中的氮元素就会增加,植物根系对菌根的依赖性减弱,菌根的作用被弱化,因而在正常水分条件下,AMF对二者的作用不明显。有研究指出,植物在遭受胁迫时,通常都会优先促进自身根系的发育[33],本实验中多枝柽柳幼苗把从AMF分配到的氮大部分储存在植物体的地上部分,相当于Ma等人提到的养分“库”[34],地上部分就如同多枝柽柳幼苗的一个氮库,把分配到的氮暂时储存,以备不时之需,这对加速其幼苗生长、快速度过形态建成的脆弱期具有重要意义。Yang在菌丝网络的相关研究中提出,引起不同物种个体氮摄取量差异的原因可能是宿主植物生活型不同引起AMF对不同植物的功能选择差异[35]。两种荒漠植物具有不同的生长周期[36],那么地上、地下部分的生长量也就不同,试验期内多枝柽柳还处在幼苗期、而疏叶骆驼刺生长较快,各自对于养分资源的吸收利用速率和生物量积累速率不一致,使两种植物之间产生了竞争,为更深入的研究提供了基础依据。

4　结 论

(1) 干旱胁迫会降低AMF对塔里木河下游两种荒漠植物幼苗根系的侵染程度,而混合种植的方式使遭受干旱胁迫的多枝柽柳幼苗比疏叶骆驼刺表现出更高的菌根侵染率。

(2) 干旱胁迫下,AMF侵染植物根系后显著增加了两种荒漠植物的生物量,促进了植物幼苗的生长;同时,与疏叶骆驼刺混合种植时AMF对受干旱胁迫的多枝柽柳幼苗根系作用明显,显著增加了多枝柽柳幼苗粗根长和细根表面积,大大提高幼苗获取水分和养分的能力。

(3) 干旱胁迫下,AMF对单一种植的两种荒漠植物总氮量摄取的影响不同,增加了多枝柽柳的总氮量,但减少了疏叶骆驼刺的总氮量;AMF在混合种植时显著增加了多枝柽柳幼苗对氮元素的养分吸收,尤其是地上部分的氮含量。

参考文献(References):

[1] 雷垚, 郝志鹏, 陈保冬. 土著菌根真菌和混生植物对羊草生长和磷营养的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(4): 1071-1079. [Lei Yao, Hao Zhipeng, Chen Baodong. Effects of indigenous AM fungi and neighboring plants on the growth and phosphorus nutrition of *Leymus chinensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(4): 1071-1079.]

[2] 李军帅. 丛枝菌根真菌菌丝侵染特性与植物系统性关系的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2016. [Li Junshuai. Studying on Between Hyphal Infection Characteristic of AMF and Phylogeny of Plant [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2016.]

[3] 向丹, 徐天乐, 李欢, 等. 丛枝菌根真菌的生态分布及其影响因子研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(11): 3597-3606. [Xiang Dan, Xu Tianle, Li Huan, et al. Ecological distribution of arbuscular mycorrhizal fungi and the influencing factors[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(11): 3597-3606.]

[4] HE X H, Critchley C, Bledsoe C. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizalnetworks (CMNs) [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2003, 22(6): 531-567.

[5] Booth M G. Mycorrhizal networks mediate overstorey-understorey competition in a temperate forest[J]. Ecology Letters, 2004, 7(7): 538-546.

[6] 钟小莉, 马晓东, 吕豪豪, 等. 干旱胁迫下氮素对胡杨幼苗生长及光合的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(10): 2777-2786. [Zhong Xiaoli, Ma Xiaodong, Lyu Haohao, et al. Effect of nitrogen on growth and photosynthesis of *Populus euphratica* seedlings under drought stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(10): 2777-2786.]

[7] 马嘉琦. 丛枝菌根真菌对植物耐旱性的影响研究进展[J]. 生物技术世界, 2016(3): 63-63. [Ma Jiaqi. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant drought tolerance: Research progress[J]. Biotech World, 2016(3): 63-63.]

[8] Ali Ganjeali, Elham Ashiani, Maryam Zare, et al. Influences of the arbuscular mycorrhizal fungus Glomus mosseae on morphophysiological traits and biochemical compounds of common bean (*Phaseolus vulgaris*) under drought stress[J]. South African Journal of Plant and Soil, 2018, 35(2): 121-127.

[9] Renee H P, Jonathan B G, Todd M P, et al. Habitat-specific AMF symbioses enhance drought tolerance of a native Kenyan grass[J]. Acta Oecologica, 2017, 78: 71-78.

[10] Ruiz-Lozano J M, Azcón R. Mycorrhizal colonization and drought stress as factors affecting nitrate reductase activity in lettuce plants [J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 1996, 60(2-3): 175-181.

[11] Suri V K, Kumar A, Choudhary A. AM-fungi lead to better plant nutrient acquisition and drought tolerance in agricultural crops: A review[J]. Current Advances in Agricultural Sciences, 2017, 9(1): 1-12.

[12] Ingraffia R, Amato G, Frenda A S, et al. Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake, N_2 fixation, N transfer, and growth in a wheat/faba bean intercropping system[J]. PLoS ONE, 2019, 14(3): 103116-103116.

[13] Wahbi S, Maghraoui T, Hafidi M, et al. Enhanced transfer of biologically fixed N from faba bean to intercropped wheat through mycorrhizal symbiosis[J]. Applied Soil Ecology, 2016, 107: 91-98.

[14] 张瑞群, 马晓东, 吕豪豪. 多枝柽柳幼苗生长及其根系解剖结构对水盐胁迫的响应[J]. 草业科学, 2016, 33(6): 1164-1173. [Zhang Ruiqun, Ma Xiaodong, Lyu Haohao. Response of growth and anatomical structure of roots of *Tamarix ramosissima* seedlings to salinity and water stress[J]. Pratacultural Science, 2016, 33 (6): 1164-1173.]

[15] 杨玉海, 陈亚宁, 李卫红. 荒漠河岸林植物丛枝菌根真菌侵染及环境影响因子——以塔里木河下游为例[J]. 自然科学进展, 2008, 18(4): 397-405. [Yang Yuhai, Chen Yaning, Li Weihong. Fungal infection of arbuscular mycorrhizal fungi and environmental impact ctors in desert riparitic forests: A case study of the lower Tarim River[J]. Progress in Natural Science, 2008, 18(4): 397-405.]

[16] 孟晓燕, 尹林克, 陈理. 塔里木河下游丛枝菌根植物的侵染[J]. 干旱区地理, 2008, 31(1): 102-108. [Meng Xiaoyan, Yin Linke, Chen Li. Arbuscular mycorrhizaes of common plants infection at the lower reaches of Tarim River[J]. Arid Land Geography, 2008, 31(1): 102-108.]

[17] 杨玉海, 陈亚宁, 蔡柏岩, 等. 极端干旱区胡杨根围丛枝菌根真菌的分离与鉴定[J]. 干旱区地理, 2012, 35(2): 260-266. [Yang Yuhai, Chen Yaning, Cai Boyan, et al. Arbuscular mycorrhizal in roots of *Populus euphratic* in the lower reaches of Tarim River in the extreme arid area[J]. Arid Land Geography, 2012, 35(2): 260-266.]

[18] 何树斌, 郭理想, 李菁, 等. 丛枝菌根真菌与豆科植物共生体研究进展[J]. 草业学报, 2017, 26(1): 187-194. [He Shubin, Guo Lixiang, Li Jing, et al. Advances in arbuscular mycorrhizal fungi and legumes symbiosis research[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2017, 26(1): 187-194.]

[19] 王幼珊, 陈理, 张淑彬, 等. 新疆天然胡杨林和野生骆驼刺丛枝菌根真菌多样性研究初报[J]. 干旱区研究, 2010, 27(6): 927-932. [Wang Youshan, Chen Li, Zhang Shubin, et al. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the natural forests of *Populus euphratica* and *Alhagi sparsifolia* in Xinjiang[J]. Arid Zone Research, 2010, 27(6): 927-932.]

[20] Liu Q, Parsons A J, Xue H, et al. Functional characterization and transcript analysis of an alkaline phosphatase from the arbuscular mycorrhizal fungus *Funneliformis mosseae*[J]. Fungal Genetics and Biology, 2013, 54: 52-59.

[21] Chen K, Shi S M, Yang X H. Contribution of arbuscular mycorrhizal inoculation to the growth and photosynthesis of mulberry in karst rocky desertification area[J]. Applied Mechanics and Metirals, 2014, 488(8): 769-773.

[22] Barto E K, Hilker M, Müller F, et al. The fungal fast lane: Common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils[J]. PLoS ONE, 2011, 6(11): e27195.

[23] 刘欢. 不同丛枝菌根真菌对四种植物生长特性影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016. [Liu Huan. Effect of Various Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Plant Growth Characteristics[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016.]

[24] Merrild M P, Ambus P, Rosendahl S. Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants[J]. New Phytologist, 2013, 200(1): 229-240.

[25] Weremijewicz J, Sternberg L D, Janos D P. Common mycorrhizal networks amplify competition by preferential mineral nutrient allocation to large host plants[J]. New Phytologist, 2016, 212(2): 461–471.

[26] 韩艳英, 叶彦辉, 王贞红, 等. 西藏砂生槐根系生物量、比根长和根长密度[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(2):39–41. [Han Yanying, Ye Yanhui, Wang Zhenhong, et al. Root biomass, specific root length and root length density of *Sophora moorcroftian* in Tibet[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2014, 42(2): 39–41.]

[27] Veiga R S, Faccio A, Genre A. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell & Environment, 2013, 36(11): 1926–1937.

[28] 文哲. ^{15}N同位素稀释技术和示踪技术在森林土壤N素研究中的应用[J]. 南方农业, 2016, 10(30):102–103, 109. [Wen Zhe. ^{15}N application on isotope dilution technique and tracer technique in the study of N element in forest soil[J]. South China Agriculture, 2016, 10(30): 102–103, 109.]

[29] 刘贝, 高媛, 宋文俊, 等. AMF对烟草氮代谢及渗透调节物质的影响[J]. 菌物研究, 2017, 15(1): 14–20. [LiuBei, Gao Yuan, Song Wenjun, et al. Effects of AMF on nitrogen metabolism and osmotic regulators in tobacco[J]. Journal of Fungal Research, 2017, 15(1): 14–20.]

[30] 邹英宁, 吴强盛, 李艳, 等. 丛枝菌根真菌对枳根系形态和蔗糖、葡萄糖含量的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1125–1129. [Zou Yingning, Wu Qiangsheng, Li Yan, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on root system morphology and sucrose and glucose contents of *Poncirus trifoliata*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(4): 1125–1129.]

[31] Walder F, Niemann H, Natarajan M, et al. Mycorrhizal networks: Common goods of plants shared under unequal terms of trade[J]. Plant Physiology, 2012, 159: 789–797.

[32] 马坤, 杨建军, 李璐, 等. 接种丛枝菌根真菌后干旱胁迫对木棉根区土壤和体内养分的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(11): 90–95, 102. [Ma Kun, Yang Jianjun, Li Lu, et al. Drought stress effects of nutrients of the *Bombax ceiba* at the root soil and plants body after inoculation of AMF[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2017, 37(11): 90–95, 102.]

[33] 赖金莉, 李欣欣, 薛磊, 等. 植物抗旱性研究进展[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(17): 23–27. [Lai Jinli, Li Xinxin, Xue Lei, et al. Research progress of plant drought resistance[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(17): 23–27.]

[34] Ma H L, Tecimen H B, Lin W, et al. Role of soluble and exchangeable nitrogen pools in N cycling and the impact of nitrogen added in forest soil[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2020, 27(5): 5398–5407.

[35] Yang H, Zang Y, Yuan Y. Selectivity by host plants affects the distribution of arbuscular mycorrhizal fungi: Evidence from ITS rDNA sequence metadata[J]. BMC Evolutionary Biology, 2012, 2(1): 1–13.

[36] 雷垚, 伍松林, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根根外菌丝网络形成过程中的时间效应及植物介导作用[J]. 西北植物学报, 2013, 33(1): 154–161. [Leiyao, Wu Songlin, Hao Zhipeng, et al. Development of arbuscular mycorrhizal hyphal networks mediated by different plants and the time effects[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013, 33(1): 154–161.]

Effects of drought stress and arbuscular-mycorrhizal fungi on root growth, nitrogen absorption, and distribution of two desert riparian plant seedlings

SANG Yu, GAO Wenli, Zainur Tursu, FAN Xue, MA Xiaodong

(Xinjiang Key Laboratory of Special Specis Conservation and Regulatory Biology in Autonomous Region, Key Laboratory of Plant Stess Biology in Arid Land, College of Life Science, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, Xingjiang, China)

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) play an essential role in plants' drought resistance and nutrient absorption. We studied the dominant shrub, *T. ramosissima*, and the common subshrub, *Alhagi sparsifolia*, in the desert riparian forest in the lower reaches of the Tarim River. The inoculation of AMF under drought stress management (CK and S, soil relative water contents of 70% ± 5% and 20% ± 5%) and the single (TR, AS) and mixed planting (TR + AS) modes was analyzed. Also, the effects of inoculation and non-inoculation of AMF on the growth and root characteristics of *T. ramosissima* and *A. sparsifolia* were compared. The results showed that (1) under drought stress, the mycorrhizal infection rate of *T. ramosissima* and *A. sparsifolia* decreased, and the mycorrhizal infection rate of *T. ramosissima* seedlings increased significantly under mixed planting. (2) Under drought stress, the under-and aboveground biomass of *T. ramosissima* seedlings increased significantly under mixed planting. (3) Under drought stress, AM significantly increased the roots' length and surface area of their fine roots under different planting modes and significantly reduced the specific root length of the *A. sparsifolia*. Also, the ratio of fine roots to root length of *T. ramosissima* seedlings under M^+ treatment was significantly reduced. (4) Compared with single planting, AMF significantly increased the nitrogen intake and distribution ratio in the aboveground part of *T. ramosissima* seedlings under drought stress. Therefore, AMF has a compensatory effect on the growth and nitrogen absorption of *T. ramosissima* seedlings mixed with *A. sparsifolia* under drought stress, which is beneficial for *T. ramosissima* seedlings in the lower reaches of the Tarim River to survive the fragile growth period.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi; drought stress; *Tamarix ramosissima*; *Alhagi sparsifolia*; nitrogen